Forensische Entomologie

Martin GRASSBERGER & Jens AMENDT

Abstract: **Forensic entomology.** Forensic entomology, the study of the insects associated with a dead body, is increasingly gaining international recognition. By calculating the age of immature insect stages feeding on a corpse and analysing the necrophagous species present, it is possible to calculate postmortem intervals from the first day to several weeks and thus to estimate the time elapsed since death. Other uses of entomological data include the toxicological examination of necrophagous larvae from a corpse to test for the presence of drugs and toxicants ingested by the person when alive and to provide evidence of possible postmortem manipulations. Forensic entomology may even be of assistance in investigations dealing with people who are living but in need of care, by revealing information about cases of neglect. All these entomological methods may be hampered by difficulties associated with geographical and ecological variations, as well as problems in species identification and knowledge of the biology of the species. Much basic research is still required. Moreover, internationally accepted standards and approaches for collecting and evaluating entomological evidence should be applied.

Key words: Forensic entomology, necrophagous insects, postmortem interval, Calliphoridae.

Inhaltsübersicht

H. ASPÖCK (Hrsg.):
Krank durch
Arthropoden,
Denisia **30** (2010):
843–860





Abb. 1: Die genaue Beobachtung des Verwesungsprozesses menschlicher Leichen führte bereits früh zu realistischen Darstellungen: Während der Schädel bereits vollständig skelettiert ist, sind Abschnitte der Leibeshöhle durch Fliegenmaden (sog. „Leichenwürmer", häufig schlangenartig dargestellt) erst teilweise eröffnet. Links: „Tanz der Toten" (ca. 1460, aus: STAMMLER W.: Der Totentanz, München 1922); Rechts: Grabinschrift mit Spruchband, Datierung unbekannt.

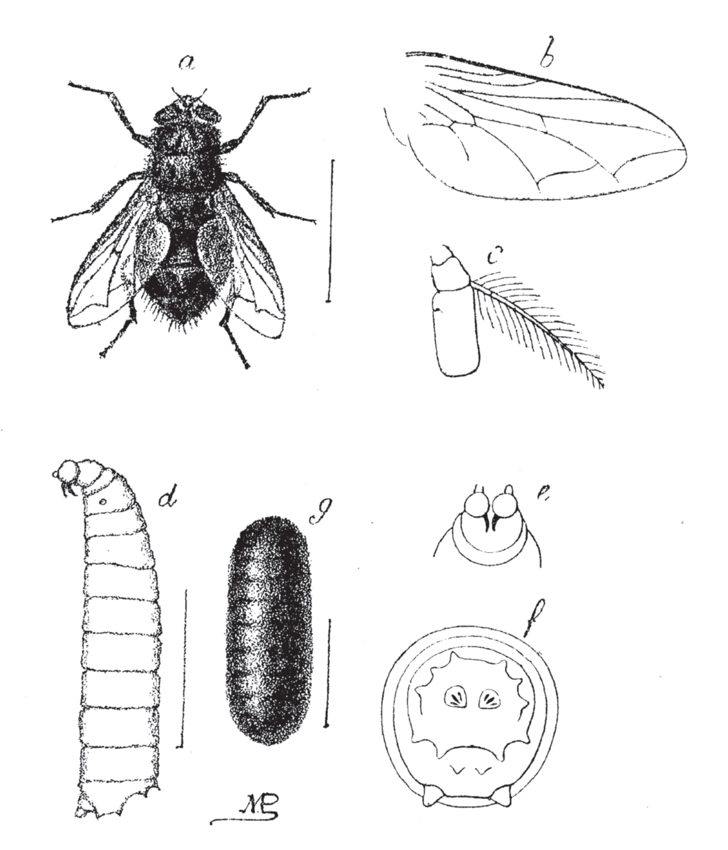


Fig. 3.— *a*, *Calliphora vomitoria* Rob.; *b*, son aile; *c*, une antenne; *d*, sa larve; *e*, extrémité antérieure de cette larve; *f*, son extrémité postérieure; *g*, la nymphe.

Abb. 2: Auszug aus MÉGNINS Werk Faune des Cadavres.

1. Einführung

Insekten, die größte Gruppe aller Lebewesen, sind an beinahe jedem Leichenfundort anzutreffen und können oftmals mit forensischen bzw. kriminalistischen Fragestellungen assoziiert werden. Die Wissenschaftsdisziplin „Forensische Entomologie" beschäftigt sich hauptsächlich mit der Eingrenzung der Leichenliegezeit (Leichenliegezeitbestimmung). Hierunter ist die Eingrenzung eines Zeitraums zu verstehen, innerhalb dessen der Tod eingetreten ist (CATTS & GOFF 1992, ANDERSON & CERVENKA 2002). Die Leichenliegezeitbestimmung ist ein Teil der zeitlichen Rekonstruktion von tödlichen Geschehensabläufen durch gerichtsmedizinische bzw. kriminalistische Untersuchungen. Sie kann helfen, Täter und/oder Opfer zu identifizieren bzw. verdächtige sowie abgängige Personen anhand der errechneten Zeitspanne in die Untersuchungen einzubeziehen oder davon auszuschließen (Überprüfung von Zeugenaussagen). Bei manchen Leichenfunden mit völlig ungeklärter Ausgangslage kann die Eingrenzung des Todeszeitpunktes wertvolle initiale Anhaltspunkte liefern (ERZINCLIOGLU 1983, AMENDT et al. 2004a).

Neben dem Todeszeitpunkt können mittels toxikologischer und molekularbiologischer Untersuchungen an den Leicheninsekten auch Fragen zur Todesart und zur Identität des Opfers beantwortet werden. Auch die Vernachlässigung lebender, pflegebedürftiger Menschen ist mit Hilfe dieser Gliedertiere nicht nur nachweisbar, sondern in manchen Fällen auch zeitlich einzugrenzen (AMENDT et al. 2004a).

2. Historische Entwicklung

Die früheste bekannte Schilderung einer forensisch entomologischen Kasuistik enthält das gerichtsmedizinische Lehrbuch „Hsi yüan chi lu" des chinesischen Juristen SUNG TZ'U aus dem 13. Jahrhundert. Er beschreibt die Ansammlung von Fliegen an einer mit Blutspuren verunreinigten Sichel, die den Besitzer als Mörder überführte, da nur diese Sichel als Tatwerkzeug in Frage kam (BENECKE & LECLERCQ 1999).

Bereits spätmittelalterliche Darstellungen zeugen von äußerst genauen Beobachtungen des Madenbefalls von menschlichen Leichen. Die Form der durch Insekten hervorgerufenen Zersetzungsmuster an Leichen fand auch Eingang in Darstellungen des 16. Jahrhunderts (Abb. 1) (GREENBERG & KUNICH 2002). Überraschenderweise war dies nicht zwangsläufig mit der heute auf den ersten Blick simplen Einsicht in den Entwicklungszyklus von Insekten verbunden. In Europa herrschte lange Zeit die im Mittelalter vorherrschende Urzeugungstheorie vor. Nach dieser Theorie entsteht Leben spontan aus Materie, z. B. Mäuse aus Stroh. Diese Problematik il-

lustriert anschaulich die von Goethe in einem Brief formulierte Vermutung, dass sich Flöhe entwickeln, wenn man Nadelholzspäne 24 Stunden in Urin taucht.

Allen Schwierigkeiten zum Trotz: 1856 berichtet der französische Mediziner BERGERET, dass entomologische Spuren (Fliegenpuppen und Mottenlarven) in die Überlegungen zur Altersschätzung einer Leiche eines Neugeborenen mit einbezogen wurden.

Die ersten, im anglo-amerikanischen Sprachraum oft vernachlässigten, systematischen Untersuchungen der Gräberfauna wurden von REINHARD (1882) gemeinsam mit dem Wiener Insektenkundler Friedrich Moritz BRAUER durchgeführt, welcher ab 1876 als Kustos für Diptera und Neuroptera an der entomologischen Sammlung im Naturhistorischen Museum Wien tätig war.

1894 erschien schließlich das Werk des französischen Mediziners Jean-Pierre MÉGNIN („La Faune des Cadavres: application de l'entomologie a la médicine légale"), welches einen Meilenstein für die forensische Entomologie darstellte (Abb. 2). MÉGNIN beschrieb acht Besiedelungswellen für freiliegende Körper in Zusammenhang mit den unterschiedlichen Zersetzungsstadien. Aufgrund des Mangels an taxonomischen Bestimmungswerken gegen Ende des 19. Jahrhunderts und im Hinblick auf den innovativen Charakter dieser Arbeit sind die geschilderten Beobachtungen allerdings heute mit Vorsicht zu interpretieren.

Die Arbeiten der kanadischen Pathologen JOHNSTON & VILLENEUVE (1897) sowie die von MOTTER (1898) an 150 exhumierten Leichen durchgeführten Untersuchungen führten die Gedanken MÉGNINS weiter und legten schließlich den Grundstein für alle weiteren Untersuchungen. Erst die im letzten Jahrhundert entstandene Vielfalt an genauen Faunenlisten, Monographien und ökologischen Abhandlungen über einen großen Teil der forensisch bedeutsamen Gliedertiere führte zu einer wissenschaftlichen Basis, die eine Entwicklung der heute eigenständigen Fachrichtung „Forensische Entomologie" in den letzten 20 Jahren ermöglichte. Ein bedeutender Schritt in Richtung Professionalität war schließlich die Gründung von Vereinigungen mit klaren Richtlinien zur Standardisierung, wie der European Association for Forensic Entomology (EAFE) und dem American Board of Forensic Entomologists (ABFE).



Abb. 3: Schweinekopf mit Individuen der Gattung *Lucilia* 1 Stunde nach Ausbringung des Kadavers.

3. Das Prinzip der entomologischen Leichenliegezeitbestimmung

Jede physikalische oder biologische Veränderung der Leiche, die eine Funktion der Zeit darstellt, kann als Methode zur Bestimmung der Leichenliegezeit herangezogen werden. In den ersten 48 Stunden post mortem (Initialstadium) sind physikalische und chemische Pro-



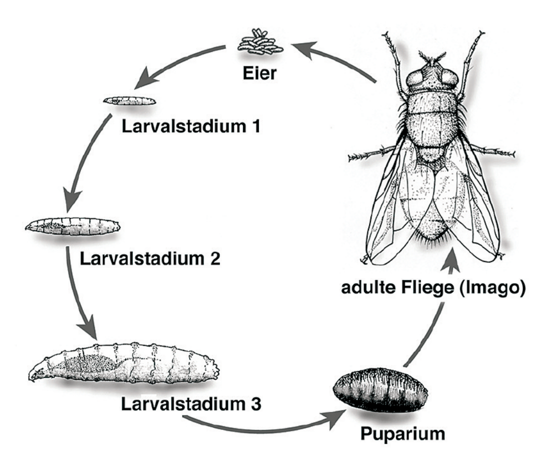


Abb. 4: Entwicklungszyklus der Schmeißfliege *Lucilia sericata*; dargestellt die einzelnen Entwicklungsstadien vom Ei über die drei morphologisch unterscheidbaren Larvenstadien bis hin zum Puparium und den aus diesem schlüpfenden, erwachsenen Fliegen.



Abb. 5: Übersicht zum Verwesungsprozess eines ca. 50 Kilo schweren, bekleideten Kadavers (Hausschwein): (**a**) Tag 1, (**b**) Tag 4, (**c**) Tag 13, (**d**) Tag 15, (**e**) Tag 17, (**f**) Tag 18, (**g**) Tag 19, (**h**) Tag 27.

zesse relativ genaue Indikatoren zur Todeszeitpunktbestimmung (CLARK et al. 1997, HENßGE 2002, HOCHMEISTER et al. 2006). In späteren Stadien (>48h) lassen diese Prozesse jedoch keine Aussagen über die Leichenliegezeit mehr zu. Genauere Hinweise betreffend die Leichenliegezeit können aber aus biologischen und ökologischen Prozessen der Leichenfauna gewonnen werden.

Die erste Besiedelungswelle, häufig schon Minuten nach Todeseintritt, besteht im Regelfall vor allem aus den Schmeißfliegen (Diptera: Calliphoridae) (Abb. 3) (SMITH 1986). Die Kenntnis der temperaturabhängigen und artspezifischen Wachstumsraten der forensisch relevanten Schmeißfliegenarten bzw. der Dauer der verschiedenen Entwicklungsstadien (Abb. 4) ermöglicht eine sehr zuverlässige Einschätzung des Alters der auf

bzw. in der Umgebung der Leiche vorgefundenen Insekten: Das Alter der ältesten immaturen Stadien entspricht der so genannten minimalen Leichenliegezeit. In unseren Breiten kann so ein Zeitraum von ca. 2-4 Wochen (in Abhängigkeit der Umgebungstemperaturen und der vorgefundenen Arten) im Idealfall auf den Tag genau eingegrenzt werden (SMITH 1986, GREENBERG 1991, GREENBERG & KUNICH 2002).

Eine andere Möglichkeit, Aussagen über die Leichenliegezeit zu treffen, ist die Analyse der Zusammensetzung der Leichenfauna, da verwesende Kadaver ein zeitlich veränderliches Habitat darstellen (Abb. 5) und sich demnach die Arthropodenfauna an einem Kadaver im Laufe der Zeit verändert (BORNEMISSZA 1957, ANDERSON 2001). Darüber hinaus kommt es bedingt durch die Verwesungs- und Fäulnisprodukte zu Veränderungen in der darunterliegenden Bodenfauna und Flora, diese Modifikationen sind allerdings für forensische Zwecke noch nicht ausreichend untersucht.

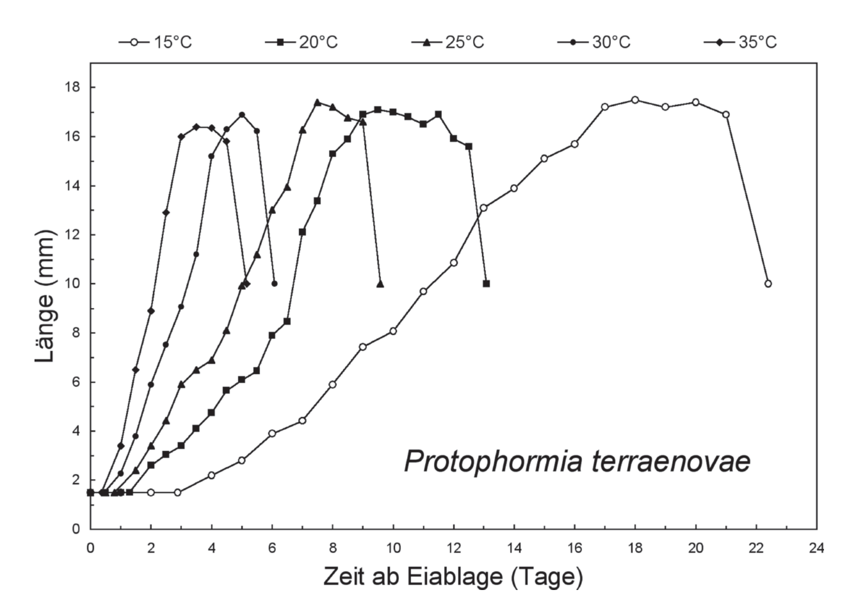


Abb. 6: Entwicklung und Längenwachstum von *P. terraenovae* Larven von der Eiablage bis zur Verpuppung unter fünf konstanten Temperaturen (Mittlere Länge der ältesten Larven).

4. Temperatur und Entwicklung

Das Wachstum von poikilothermen Tieren wie Insekten hängt beinahe ausschließlich von der Umgebungstemperatur ab (Abb. 6 und 7), da alle biochemisch-physiologischen Prozesse auf zellulärer Ebene ebenso wie die katalytische Aktivität von Enzymen und die Permeabilität von Membranen in hohem Maße temperaturabhängig sind (SHARPE & DEMICHELE 1977).

4.1 Das Degree-day Modell

Mathematisch lässt sich die temperaturabhängige Entwicklung von Insekten weitgehend durch das Degree-day Modell (= Temperatur-Akkumulations Modell; engl.: temperature summation model) beschreiben, welches allerdings nur für den linearen Abschnitt (Bereich B) der sigmoiden Entwicklungskurve (Abb. 8) gilt (CAMPBELL et al. 1974, HIGLEY & HASKELL 2001).

Dieses Modell wurde ursprünglich für die Schädlingsbekämpfung in der Landwirtschaft entwickelt, um in bestimmten, vom Temperaturverlauf abhängigen, vulnerablen Phasen der Entwicklung von agrarökonomisch relevanten Schädlingen, Insektizide, Pestizide oder bestimmte parasitische Arten zeitgerecht auszubringen.

Pflanzen, Insekten sowie andere Invertebrata, (z. B. Nematoden) benötigen ein spezifisches Temperaturquantum um ihre Entwicklung zu vollenden bzw. um von einem bestimmten Entwicklungsstadium ins nächste zu gelangen (BASKERVILLE & EMIN 1969, ALLEN 1976). Dieses Maß an akkumulierter Temperatur kann als „physiologische Zeit" betrachtet werden. Die Temperaturmenge um die Entwicklung (z. B. vom Ei bis zum

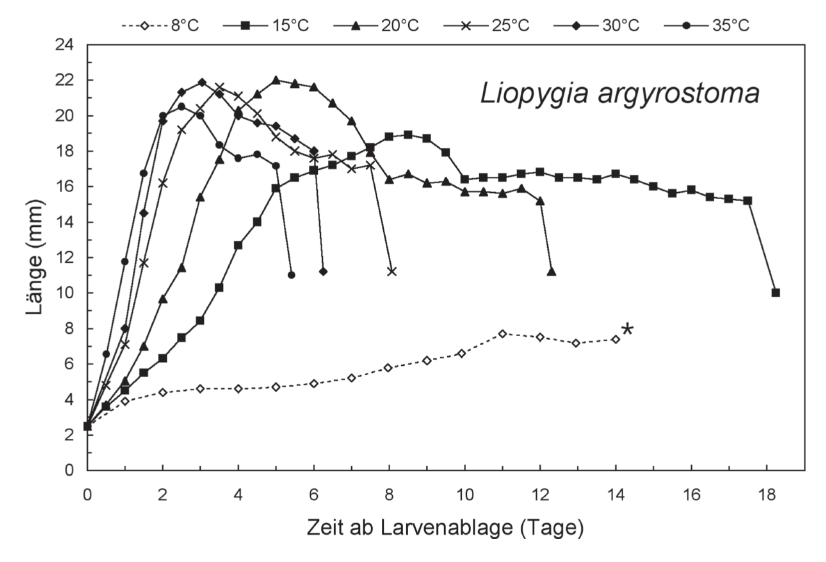


Abb. 7: Entwicklung und Längenwachstum von *Liopygia* (=*Sarcophaga*) *argyrostoma* Larven von der Larvenablage bis zur Verpuppung unter sechs konstanten Temperaturen (Mittlere Länge der ältesten Larven). *Bei 8°C war keine vollständige Entwicklung der Larven möglich.

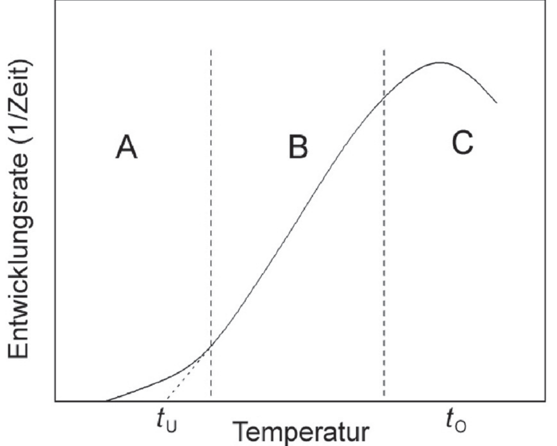


Abb. 8: Schematische Darstellung des Zusammenhanges zwischen Umgebungstemperatur und Entwicklungsrate bei Insekten (nach: CAMPBELL et al. 1974).

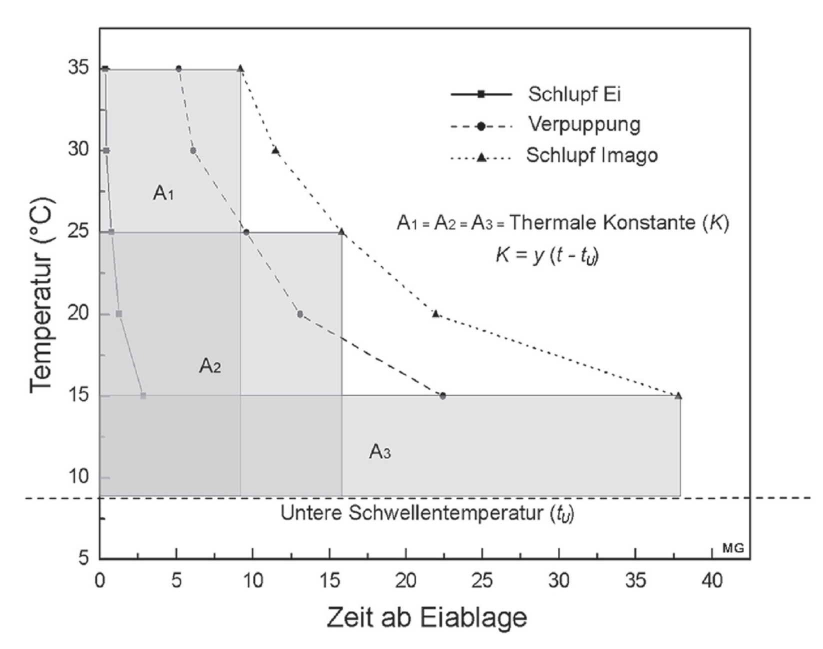


Abb. 9: Das Isomorphen-Diagramm für eine beliebige Schmeißfliegenspezies zeigt die Dauer der einzelnen Entwicklungsabschnitte bei unterschiedlichen Temperaturen. Die Flächen A1, A2 und A3 repräsentieren die thermale Konstante (K) über der unteren Schwellentemperatur (t_U) für die Entwicklung vom Ei bis zum Schlupf der Imagines innerhalb des linearen Abschnitts der Entwicklungskurve (Abschnitt B, Abb. 8). Die thermale Konstante errechnet sich über die Formel K = y (t - t_U).

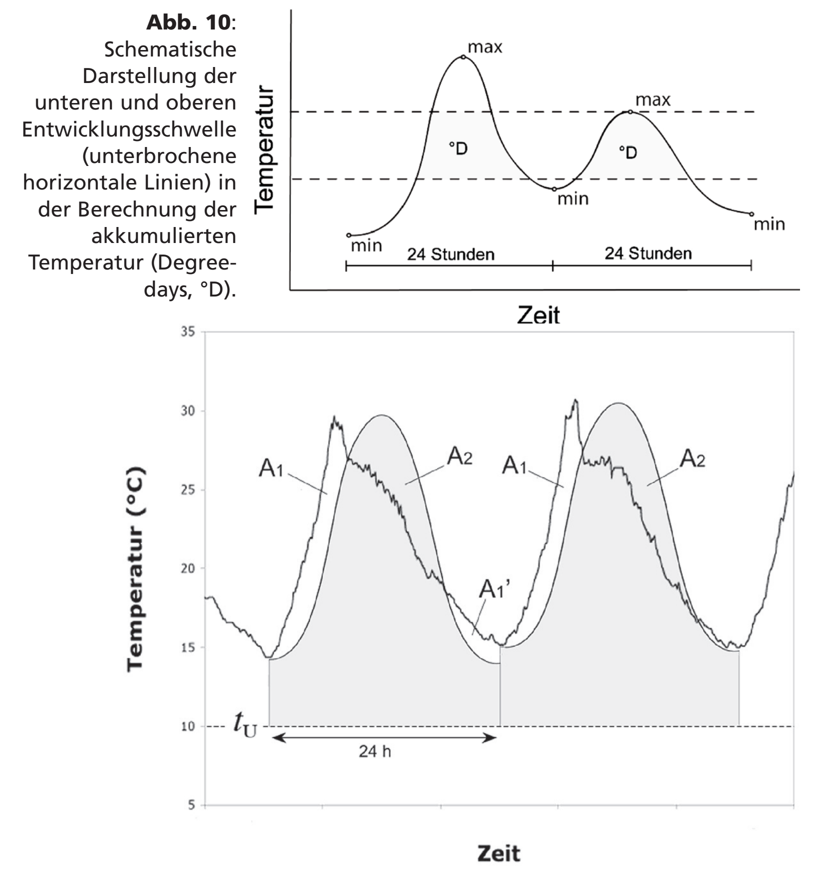


Abb. 10: Schematische Darstellung der unteren und oberen Entwicklungsschwelle (unterbrochene horizontale Linien) in der Berechnung der akkumulierten Temperatur (Degree-days, °D).

Abb. 11: Tatsächlicher vs. idealisierter Tagesverlauf. Die Sinus-Näherung kann, wenn die Tagesmaxima und minima bekannt sind, ein guter Schätzwert für den tatsächlichen Temperaturverlauf sein. Es gilt: A1 ≈ A2 bzw. A1 + A1' ≈ A2.

Schlupf des adulten Insekts) zu vollenden ist innerhalb einer gewissen Variationsbreite für jede Spezies konstant (Thermokonstante, K). Das Produkt aus Temperatur (°C) (zwischen oberem und unterem Schwellenwert) und Zeit (Tage) entspricht somit der physiologischen Zeit des Organismus und wird in sog. Tagesgraden (°D, Degree-Days) gemessen (Abb. 9). Die historische Entwicklung des „Degree-Day"-Konzeptes erläutern BASKERVILLE & EMIN (1969) sowie ALLEN (1976).

4.2 Untere und obere Temperaturschwelle

Die niedrigste Temperatur bei der gerade noch Entwicklung stattfindet ist das Entwicklungsminimum (unterer Schwellenwert, t_U). Die untere Schwellentemperatur ist durch die Physiologie des Organismus bedingt.

Die obere Temperaturschwelle (t_O) ist die, oberhalb der ein Organismus in Stress gerät und seine Entwicklungsrate nicht mehr zunimmt (Bereich C, Abb. 8). Obere und untere Temperaturschwelle sind für jede Art unterschiedlich und müssen im Labor oder im Freiland experimentell und/oder mathematisch ermittelt werden. In der Praxis ist die Ermittlung dieser Schwellenwerte häufig mit einigen Problemen assoziiert (HIGLEY & HASKELL 2001). So kommt der obere Schwellenwert typischerweise häufig in der Nähe der oberen Letaltemperatur eines Organismus zu liegen. Der nicht-lineare Zusammenhang von Temperatur und Entwicklungsrate unterhalb von t_U (Bereich A, Abb. 8) spiegelt die der Insektenentwicklung zu Grunde liegende Physiologie wieder (LAMB 1992).

4.3 Die Berechnung des Post-mortem-Intervalls

Wie bereits dargelegt wurde lässt sich die temperaturabhängige Entwicklung von Insekten mathematisch weitgehend durch das Degree-day (°D) Modell beschreiben. Unter konstanten Temperaturbedingungen, wie zum Beispiel im Labor oder in Wohnungen[1], lassen sich die „Degree-days" einfach als Produkt (=Fläche) von Zeit und Temperatur (zwischen t_U und t_O) berechnen.

Zum Beispiel:
20°C konstant für 24h t_U = 15°C —> 5°D
11°C konstant für 48h t_U = 10°C —> 2°D
13°C konstant für 24h t_U = 15°C —> 0°D
35°C konstant für 24h t_U = 7°C, t_O = 30°C —> 23°D

Bei variablen Temperaturbedingungen, wie sie in der Praxis erfahrungsgemäß vorherrschen, stellen sich unter Berücksichtigung der Schwellenwerte die akkumulierten Degree-days ebenfalls als Fläche (=AUC,

[1] Selbst in Wohnungen herrschen nicht immer gleichbleibende Temperaturen. Das Vorhandensein einer (Fußboden-) Heizung, der Luftzug bei offenen Fenstern und die tageszeitabhängige Sonneneinstrahlung kann die Temperatur in „geschlossenen" Räumen beträchtlichen Schwankungen unterwerfen.

area under the curve) dar, wobei sich hier die Berechnung etwas aufwendiger gestaltet (Abb. 10). Zur Berechnung dieser Fläche wurden ursprünglich im Rahmen der Schädlingskontrolle unterschiedliche Näherungsverfahren entwickelt (ARNOLD 1960, BASKERVILLE & EMIN 1969, ALLEN 1976, WAGNER et al. 1984).

Wie Abb. 10 zeigt, verläuft die typische Tagestemperaturkurve zwischen zwei Minima im Abstand von etwa 24 Stunden asymmetrisch. Dabei werden die Tageshöchstwerte durchschnittlich erst um 14:00 Uhr und die Tagestiefstwerte erst in den Morgenstunden zwischen 4:00 und 6:00 Uhr erreicht.

Nähert man sich der tatsächlichen Temperaturkurve mit einer Sinuskurve zwischen zwei Minima und einem Tagesmaximum so werden die Degree-days in der ersten Tageshälfte um die Fläche A1 unterschätzt und in der zweiten Tageshälfte um die Fläche A2 überschätzt (Abb. 11). Über einen Zeitraum von 24 Stunden stellt die Fläche unter der genäherten Kurve jedoch einen guten Schätzwert der akkumulierten Temperatur über einer beliebigen Schwellentemperatur t_U dar.

Bei Verwendung der Sinus-Näherung lässt sich unter Zuhilfenahme eines Tabellenkalkulationsprogramms eine Maske erstellen, die unter Angabe von T_{max} und T_{min} (pro Tag, retrospektiv ab dem Zeitpunkt des Schlupfes bzw. der Verpuppung), unterer und oberer Schwellentemperatur (t_U, t_O) und der thermalen Konstante (K) der am Auffindungsort asservierten Spezies eine Berechnung des Eiablagezeitpunktes (= minimale Leichenliegezeit) ermöglicht (Abb. 12).

Nähern sich die Temperaturen den oberen oder unteren Schwellenwerten oder über- bzw. unterschreiten sie diese, muss höchst wahrscheinlich mit Fehlern in der Schätzung gerechnet werden, da die Entwicklungsrate in diesen Bereichen keine linearen Zusammenhänge mit der Temperatur aufweist (STINNER et al. 1974).

Für zahlreiche forensisch relevante Fliegenarten existieren mittlerweile Referenzdaten (z. B. GREENBERG 1991, MARCHENKO 2001, GRASSBERGER & REITER 2001, GRASSBERGER & REITER 2002, LEFEBRVE & PASQUERAULT 2004, DONOVAN et al. 2006), für die mit Leichen assoziierten Käfer sieht es hier deutlich schlechter aus (RICHARDSON & GOFF 2001). Dagegen ist eine auf den ersten Blick gar nicht an Leichen zu erwartende Gilde von wachsender Bedeutung: Parasitoide. Unter der Bezeichnung Parasitoide werden Insekten zusammengefasst, die sich parasitisch von ihren Wirten ernähren, aber im Gegensatz zu echten Parasiten am Ende ihrer Entwicklung den Wirt regelmäßig abtöten. Parasitoide besitzen das Potenzial, das Intervall, in dem exakte Berechnungen der Leichenliegezeit möglich sind, auszudehnen (LECLERCQ & TINANT-DUBOIS 1973, ANDERSON & CERVENKA 2002, GRASSBERGER & FRANK 2003,

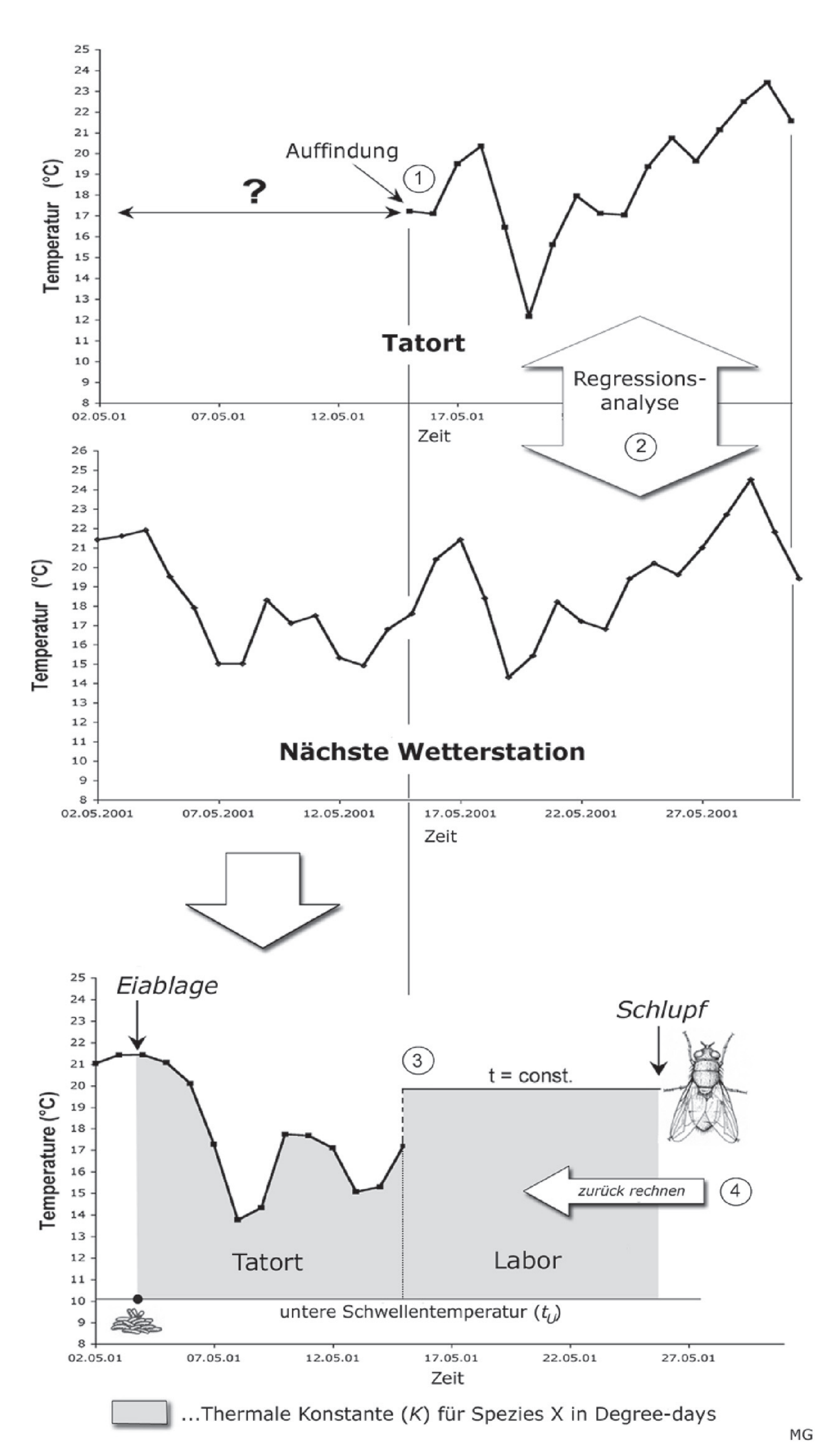


Abb. 12: Vorgangsweise bei der Berechnung der minimalen Leichenliegezeit mit Hilfe des Degree-day Konzepts. (**1**) Der Temperaturverlauf in der Umgebung der Leiche am Tatort muss für mindestens 3-5 Tage ab Auffindung aufgezeichnet werden. (**2**) Der mathematische Zusammenhang der aufgezeichneten Temperaturwerte wird mit den Werten der nächsten Wetterstation über Regressionsanalyse ermittelt. (**3**) Die am Tatort asservierten Insekten verschiedener Entwicklungsstadien werden im Labor unter kontrollierten Bedingungen bis zum nächsten Stadium (Verpuppung, Schlupf) auf geeignetem Medium weitergezüchtet. (**4**) Ist die thermale Konstante (K) und die untere Schwellentemperatur der asservierten Art bekannt, kann der Eiablagezeitpunkt berechnet werden.

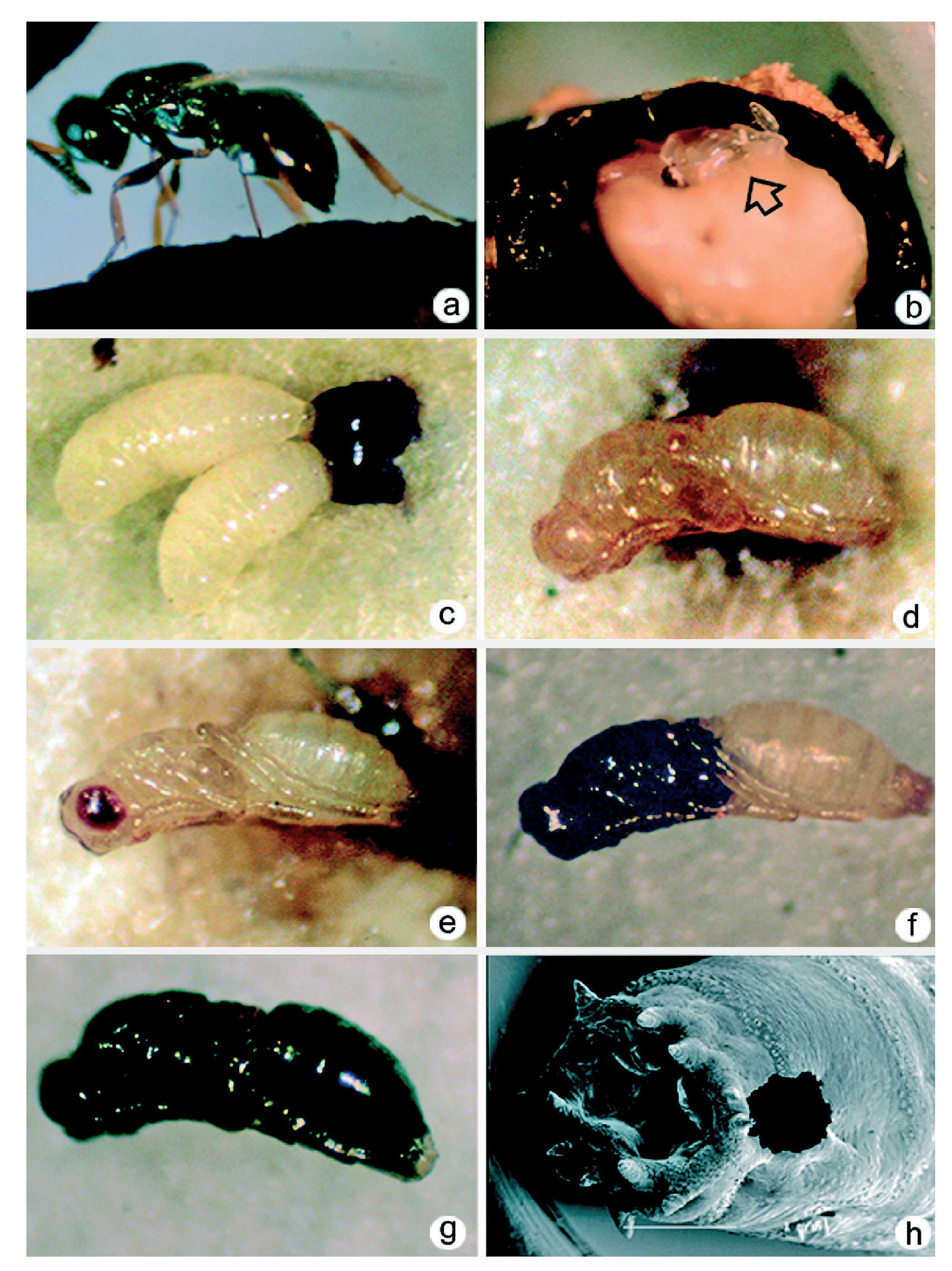


Abb. 13: Abschnitte in der Entwicklung von *Nasonia vitripennis*. (**a**) Weibliche Wespe durchsticht die Puppenhülle des Wirtes (*P. terraenovae*) mit dem Ovipositor; (**b**) Eier an der Oberfläche der Wirtspuppe (Puparium eröffnet); (**c**) Larven kurz nach Defäkation; (**d**) weißrosa Puppe; (**e**) Puppe mit roten Augen; (**f**) Puppe mit schwarzem Kopf und Thorax; (**g**) schwarze Puppe; (**h**) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines *P. terraenovae* Pupariums mit typischem Schlupfloch eines Parasitoiden (Balken = 1mm) (aus: GRASSBERGER & FRANK 2003).

AMENDT et al. 2004b). Durch Addition der Entwicklungszeiten von Wirt und Parasit könnte noch eine exakte Berechnung der Leichenliegezeit durchgeführt werden, wenn die erste Generation der Wirtsart (z. B. *P. terraenovae*) bereits geschlüpft ist (Abb. 13, 14).

5. Das Ökosystem Kadaver als Raum-Zeitgefüge

Durch ihr ubiquitäres Vorkommen sind Insekten in der Regel die ersten Besiedler eines Kadavers kurz nach Eintritt des Todes, wobei unterschiedliche Arten verschiedene Zersetzungsstadien des Kadavers bevorzugen. Viele ökologische Teilsysteme bestehen nur kurzfristig, sie zeichnen sich jedoch durch einen charakteristischen Artenbestand aus, der von dem des umgebenden, größeren Biotops abweicht. Dies zeigt sich besonders bei der Besiedelung von Kadavern. Leichen sind für eine große Zahl von Insekten und anderen Arthropoden, insbesondere aber für Diptera und Coleoptera Brutstätte, Nahrungsquelle und Lebensraum. Ohne deren Tätigkeit würde der Abbau bzw. die Umwandlung toten organischen Materials viel langsamer verlaufen.

Nach SMITH (1986) lassen sich die an einem Kadaver zu beobachtenden Insekten in vier ökologische Kategorien einteilen:

1. **Nekrophage Arten**, die sich direkt vom Leichengewebe ernähren (Abb. 15, 16, 17).
2. **Räuber und Parasiten** der nekrophagen Insekten und anderer mit Leichen assoziierten Gliedertiere. Hier finden wir auch sogenannte schizophage Arten, die sich zunächst vom Leichengewebe ernähren und erst später zur räuberischen oder parasitischen Lebensweise übergehen (Abb. 18, 19).
3. **Omnivore Arten** wie Wespen, Ameisen und verschiedene Käfer, die sich sowohl von Gewebe als auch anderen auf der Leiche befindlichen Insekten ernähren können (Abb. 20, 21).

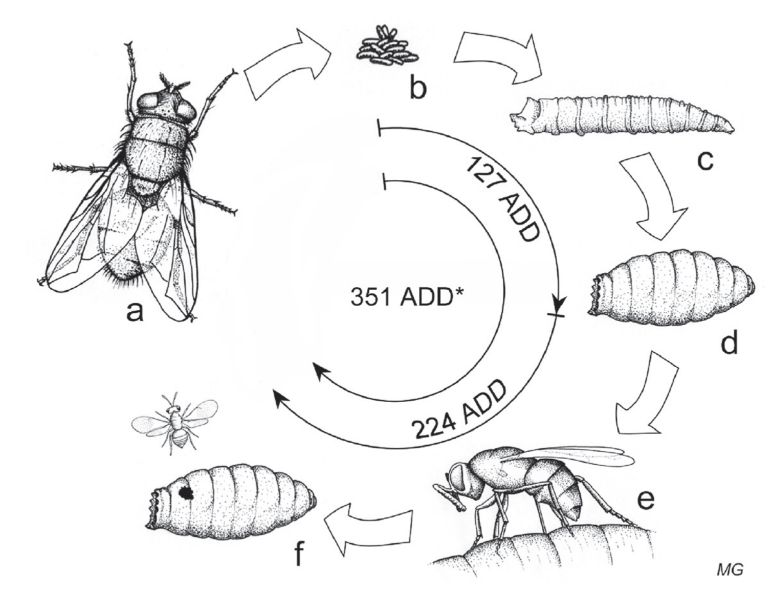


Abb. 14: Lebenszyklus von *P. terraenovae* in Verbindung mit ihrem Parasitoiden *N. vitripennis*. *Zu den gemeinsam akkumulierten Degree-days (ADD) müssen bei der Leichenliegezeitbestimmung noch mindestens 24-30 Stunden addiert werden, um die Zeit zwischen Verpuppung und Ablösung der Fliegenpuppe vom Puparium (Puppenhülle) zu berücksichtigen (aus: GRASSBERGER & FRANK 2003).

4. **So genannte 'Besucher'** wie diverse Spinnen, Springschwänze, etc., die den Leichnam als eine Ausweitung ihres eigentlichen Lebensraumes (in dem die Leiche abgelegt wurde) nutzen und untersuchen.

Parallel zu den postmortalen Veränderungen der Leiche (Autolyse, Fäulnis, Verwesung, etc.) treten einander zeitlich überlappende Faunen auf. Diese wurden bereits von MÉGNIN (1894) als Besiedelungswellen bezeichnet und detailliert beschrieben. Derartige Teilsysteme oder Biochorien (= Kleinstlebensräume) hängen in ihrer Besiedelung von den Bedingungen des größeren „Trägersystems" ab. So wird zum Beispiel ein Kadaver im Wald, auf einem Feld oder in einem urbanen Grünstreifen von unterschiedlichen Arten besiedelt. Teilsysteme lassen sich aber in noch kleinere, funktionelle Struktur-

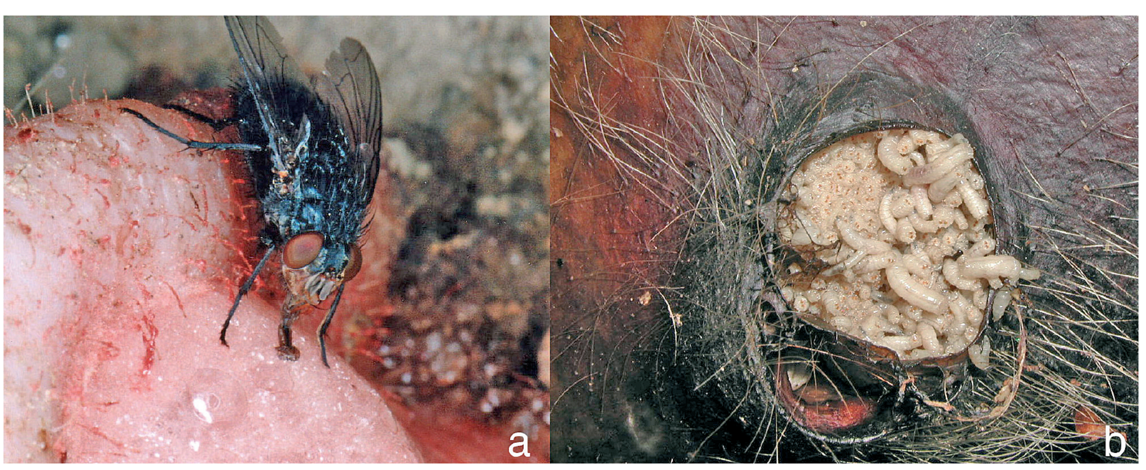


Abb. 15: Schmeißfliege, *Calliphora* sp.: (**a**) Adult, (**b**) Larven.

Abb. 16: Piophilidae: (**a**) Imagines, (**b**) Larve.

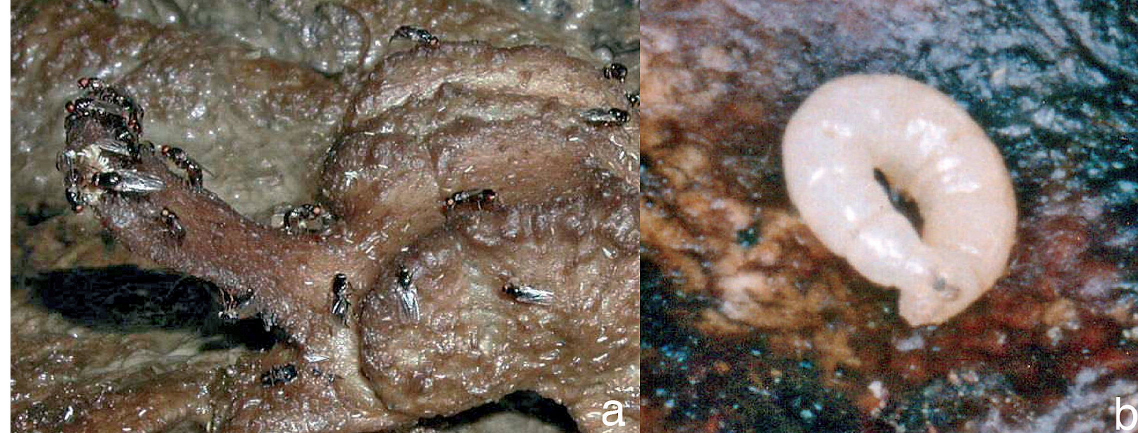
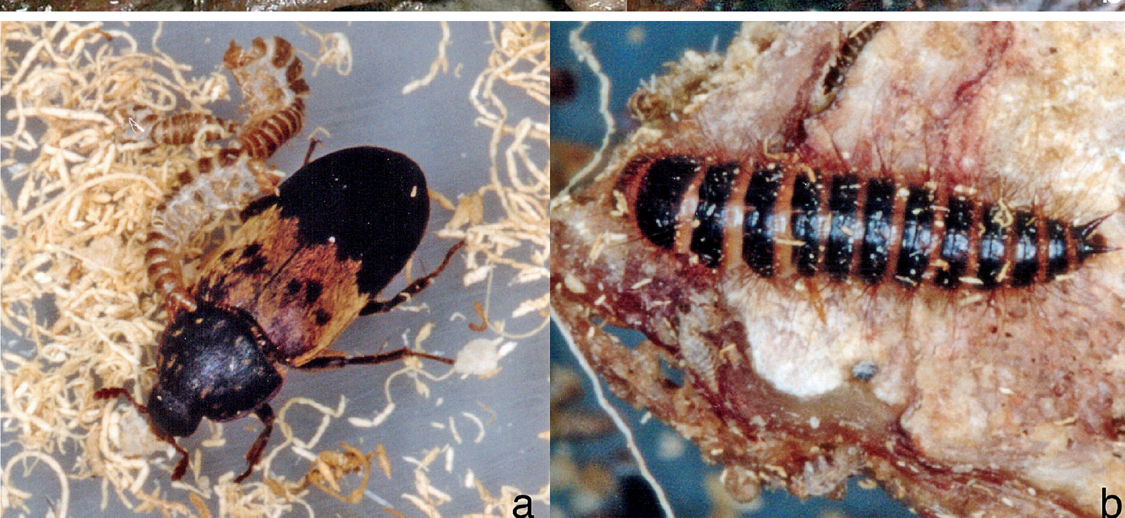


Abb. 17: Dermestidae: (**a**) Imago, (**b**) Larve.



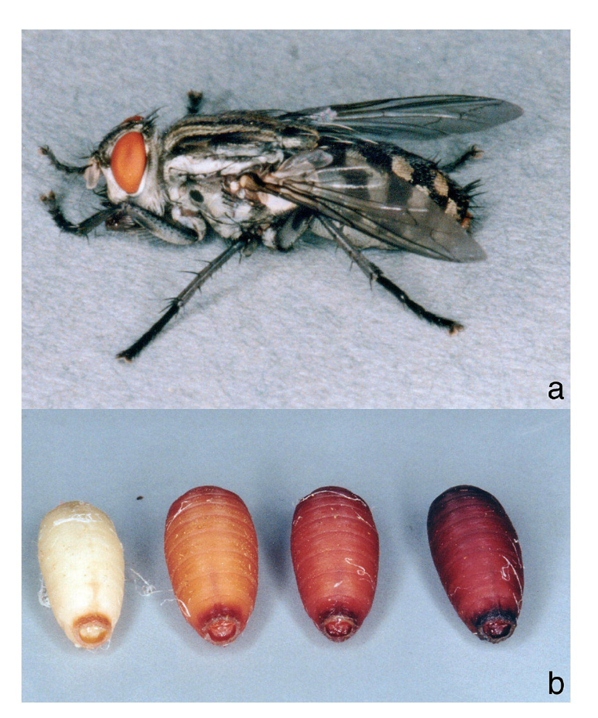


Abb. 18: Sarcophagidae (**a**) Imago, (**b**) Puppen. Die aushärtenden Puparien verändern mit der Zeit ihre Farbe von weiß bis dunkelbraun.

teile untergliedern. Wichtig ist z. B. die Nährzone, von der ihre typischen Primärbewohner leben. So können am Kadaver Nährzonen wie Blut, Fäulnisflüssigkeit, Exkremente, faulendes Fleisch, trockenes Bindegewebe, Haut etc. unterschieden werden. Die zeitliche Veränderung von Biochorien durch die Lebenstätigkeit der Organismen selbst ist bei der postmortalen Veränderung eines Kadavers besonders eindrucksvoll:

Kurz nach Todeseintritt, in seltenen Ausnahmefällen z. B. nach längerer Überlebenszeit in Kombination mit blutenden Wunden auch schon davor, erscheinen die Schmeißfliegen (Calliphoridae) am Kadaver und beginnen die natürlichen Körperöffnungen und eventuell vorhandene Wunden anzufliegen (Abb. 22).

Auch Vertreter anderer Fliegenfamilien wie z. B. Schwing- oder auch Buckelfliegen (Sepsidae und Phoridae) können sich schon sehr früh am Leichnam einfinden, legen in der Regel jedoch primär keine Eier ab.

Nach kurzer Zeit beginnt im Inneren des Kadavers der Fäulnisprozess durch anaerobe Bakterien der Darmflora. Ammoniakhaltige Substanzen und Schwefelwasserstoff, die im Rahmen der Fäulnis freigesetzt werden, spielen bei der Auffindung der Leiche eine ebenso wich-





Abb. 19: (**a**) Braconidae beim Parasitieren einer Schmeißfliegenmade (*C. albiceps*). (**b**) *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) beim Parasitieren eines Schmeissfliegen Pupariums (*P. terraenovae*).

tige Rolle wie bei der Entscheidung, Eier auf das vorgefundene Substrat zu legen. Diese wird auch maßgeblich durch weitere Parameter wie den Feuchtigkeitsgrad des Gewebes, die Anwesenheit von Artgenossen oder auch taktile Stimulantien beeinflusst (Ashworth & Wall 1994; Fisher et al. 1998; Anderson 2001).

Die ersten Tage bis Wochen wird die Leichenfauna von Schmeißfliegenmaden dominiert, die von der einen oder anderen Fleischfliegenart (Sarcophagidae) sowie verschiedenen so genannten Echten Fliegen (Muscidae) ergänzt werden. Einige Arten der beiden letztgenannten Gruppen sind in der Lage, sich sowohl von Aas als auch anderen Leichenbesiedlern zu ernähren und finden sich nicht zuletzt aufgrund dieses räuberischen Verhaltens ein.

Die geschlüpften Fliegenmaden dringen in das Innere des Kadavers vor, wobei es zu einer Belüftung tieferer Körperschichten kommt. Dies beschleunigt den aeroben Eiweißabbau, der, im Gegensatz zur anaeroben Fäulnis, Verwesung genannt wird. Unter geeigneten Temperaturbedingungen schreitet der Zersetzungsprozess durch Fliegelarven rapide fort. An den Körpern der



Abb. 20: Aaskäfer beim Erbeuten einer Fliegenmade auf einem Schweinekadaver.

Käfer und Fliegen haften oft Pilzsporen, Nematoden und Milben, die durch Phoresie von einem Kadaver zum nächsten gelangen.

Die große Anzahl an Schmeißfliegenlarven bietet auch räuberischen Käfern (vor allen deren Larven) der Familien Silphidae (Aaskäfer), Histeridae (Stutzkäfer) und Staphylinidae (Kurzflügelkäfer) sowie parasitischen Hymenopteren der Familien Pteromalidae und Braconidae ausreichend Beute bzw. Substrat zur Eiablage. Mit fortschreitender Verwesung besiedeln weitere Fliegenfamilien den Leichnam, wir finden jetzt z. B. auch Käsefliegen (Piophilidae) und Latrinen- bzw Stubenfliegen



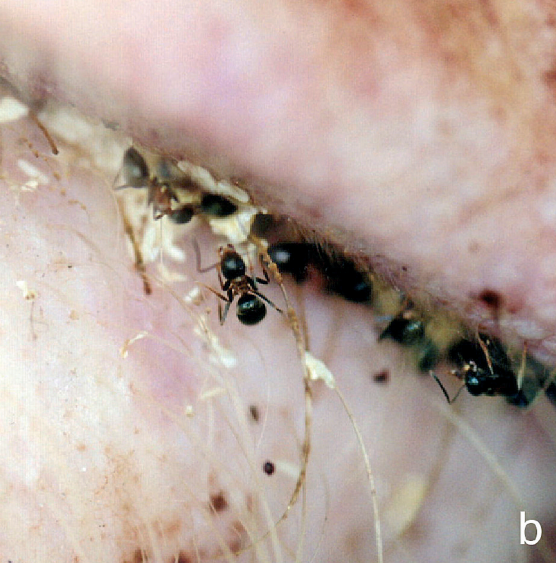


Abb. 21: Wespe (**a**) und Ameise (**b**) beim „Ernten" von Fliegeneiern.


Abb. 22: Eine bevorzugte Stelle zur Eiablage sind die Augen. Die Feuchtigkeit erhöht die Überlebenswahrscheinlichkeit der Eier und die dünnen Schleimhäute erleichtern den frisch geschlüpften Larven das Eindringen.

(Fanniidae). Sodann finden sich auch Larven von Frucht- und Buckelfliegen (Drosophilidae und Phoridae) an den sterblichen Überresten.

Mit Austrocknung (Mumifizierung) des Leichnams kommen schließlich vor allem Speckkäfer (Dermestidae) (Abb. 23), aber auch auf den ersten Blick ungewöhnliche Besucher wie die Raupen von Motten (Tineidae) vor, welche Keratinase zum Abbau von Haaren und Haut besitzen. Schmeißfliegen finden wir zu diesem Zeitpunkt schon lange nicht mehr am Leichnam. Zu trocken und hart ist das Substrat für die Mundwerkzeuge der Maden, zu groß die Austrocknungsgefahr für die mit nur einer dünnen Haut ausgestatteten Tiere.

Die beim Abbau eines Kadavers entstehenden Zersetzungsstoffe, besonders Phenole, die in den Boden gelangen, wirken sich auf die Tier- und Pflanzenwelt solcher Stellen aus. Lebende Pflanzen halten sich nicht lange unter Aas, die Bodenfauna kann bis 15cm Tiefe viele Monate lang unterdrückt sein (Bornemissza 1957).


Abb. 23: Hand eines mumifizierten Leichnams mit typischen Fraßspuren durch Larven der Käfergattung *Dermestes* (Speckkäfer) (aus: Grassberger & Schmid 2009).

Um auf der Basis von Sukzessionsdaten kriminalistische Gutachten zur Leichenliegezeit erstellen zu können, muss ein geeignetes Untersuchungsmodell verwendet werden, um zu ermitteln, wann welche Arten an einem Leichnam zu erwarten sind. Versuche am toten Menschen sind zumindest in Europa nicht möglich. So hat sich der Schweinekadaver mittlerweile als Kompromisslösung herauskristallisiert, da er sowohl von seiner Biomasse, den inneren Organen, der Behaarung etc., dem Menschen vergleichbar ist (Grassberger & Frank 2004).

Es werden enorme Mengen experimenteller Daten verschiedenster Fundortsituationen benötigt, um wissenschaftlich begründbare Zeiträume zu definieren (Schoenly 1992, LaMotte & Wells 2000). Diese Grundlagendaten werden zurzeit erhoben (z. B. Archer & Elgar 2003, Watson & Carlton 2003, Tabor et al. 2004, Grassberger & Frank 2004, Watson & Carlton 2005). Sollten sie für eine spezielle Fundsituation nicht verfügbar sein, kann man sich mit einer Fallrekonstruktion mittels eines Schweinekadavers behelfen.

6. Einflussfaktoren und Fehlergrößen

In vielen Fällen ist die Ermittlung der Leichenliegezeit verhältnismäßig einfach, da Temperaturverlauf und Witterungsbedingungen am unmittelbaren „Tatort/Auffindungsort" bekannt sind bzw. im Fall von Wohnungsleichen als konstant angenommen werden können. Tatsächlich beeinflussen aber viele verschiedene biotische und abiotische Faktoren die Aktivität, das Wachstum und die Entwicklung der auf Kadavern und Leichen vorkommenden Insektenspezies. Diese Faktoren zu objektivieren und zu quantifizieren ist Gegenstand vieler rezenter Publikationen der forensischen Entomologie (Amendt et al. 2010). Die nachfolgend aufgezählten Faktoren sind dabei von besonderer Bedeutung und müssen unbedingt berücksichtigt werden.

6.1 Geographische Lage/Region

Wie die meisten Organismen weisen auch viele Insekten eine ausgesprochene Präferenz in ihrer Habitatwahl auf, wobei hier hauptsächlich das Klima als begrenzender Faktor wirksam ist. Einige Fliegenarten suchen in der kühleren Jahreszeit Großstädte auf, um im Sommer ihren Lebensraum in ländliche kühlere Regionen zu verlagern. Beobachtungen in diese Richtung weisen allerdings große Variationsbreiten auf, da sich die Synanthropie der Fliegen abhängig vom geographischen Breitegrad ändert (Hanski 1987, Grassberger & Frank 2004, Hwang & Turner 2005). Manche Leichenbesiedler wie z. B. *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae) und *Dermestes lardarius* (Coleoptera: Dermestidae) weisen eine sehr große Verbreitung und Temperaturtoleranz auf.

Andere Arten wie z. B. *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae) zeigen eine geringe Toleranz gegenüber niederen Temperaturen, was ihre nördliche Ausbreitung stark einschränkt. Tropische und subtropische Arten hingegen können während heißer Sommer oder nach milden Wintern auch in unseren Breiten vorgefunden werden. Geographische Adaptationen können für unterschiedliche Entwicklungszeiten von ein und derselben Insektenart aus verschiedenen biogeographischen Regionen verantwortlich sein. Ein Vergleich der Entwicklungsdaten aus unterschiedlichen Publikationen zeigt diese Problematik deutlich auf.

Eine Erfassung der regionalen Leichenfauna in Abhängigkeit von saisonalen Faktoren sowie deren temperaturabhängige Entwicklung ist daher für die Praxis der forensisch-entomologischen Gutachtertätigkeit unumgänglich.

6.2 Wetter, Jahreszeit und mikroklimatische Aspekte

Die unmittelbare Umgebungstemperatur hat einen direkten Einfluss auf die Metabolismusrate und in der Folge auf das Wachstum und die Entwicklung von Insekten (SHARPE & DEMICHELLE 1977). Innerhalb eines bestimmten Temperaturbereichs steigt die Wachstumsrate linear mit der Temperatur an (CAMPBELL et al. 1974). Auch die relative Luftfeuchte hat in manchen Entwicklungsstadien vieler Arten einen erheblichen Einfluss auf deren Entwicklung. Besonders Eier und frühe Larvalstadien von Schmeißfliegen weisen bei niederer Luftfeuchtigkeit eine hohe Mortalitätsrate auf.

Bei der Ermittlung der Temperatur zur Leichenliegzeitbestimmung ist zu beachten, dass die klimatischen Verhältnisse innerhalb eines bestimmten Biotops nicht gleichförmig sind (ARCHER 2004). Messungen von Temperatur und Luftfeuchtigkeit in wenigen Metern Abstand zur Leiche geben keinen unmittelbaren Aufschluss über die Bedingungen, denen Eier, Larven und Puppen der verschiedensten Vertreter der Leichenfauna am, in oder unter dem aufgefundenen Toten ausgesetzt sind.

Besonders charakteristisch ist das Kleinklima der bodennahen Luftschicht (GEIGER 1950). Es weicht beträchtlich von dem der höheren Luftschichten ab. Am Tag, besonders um die Mittagszeit, herrscht Sonneneinstrahlung vor, mit höchsten Temperaturen auf der Bodenoberfläche und schneller Temperaturabnahme im Boden. Nachts ist die Oberfläche der Hauptsitz der Wärmeabstrahlung und damit die Zone der tiefsten Temperatur. Vegetation mildert die beschriebenen Verhältnisse und verlagert die Höchstwerte von der Bodenoberfläche nach oben in den Pflanzenbestand (GEIGER 1950). Exposition und Hangneigung (Inklination) verändern das Mikroklima ebenfalls. Untertags werden Hänge, Böschungen und Ufer in Südlage stärker bestrahlt und erwärmt als nordexponierte.

6.3 Thermoneogenese

Große Mengen von Fliegenlarven (besonders Calliphoridae und Sarcophagidae) können ab einer gewissen Größe aufgrund der metabolischen Prozesse und der entstehenden Reibung Temperaturen erzeugen, die sich erheblich von der Umgebungstemperatur unterscheiden (TURNER & HOWARD 1992). Die dabei erreichten Temperaturen bewegen sich oft im Bereich der optimalen Wachstumstemperatur bzw. der letalen Temperaturmarke, was zu einer äußerst schnellen Entwicklung der Larven führen kann. Dieses Phänomen ist aufgrund der mangelnden Erfassbarkeit nur schwer zu objektivieren (Abb. 24).

Die Madenmasse selbst kann, wenngleich in ihrem Inneren Temperaturen oberhalb der Entwicklungsschwelle einer Fliegenart herrschen können, offensichtlich nicht als entwicklungsverzögernder Faktor angesehen werden, es sei denn, es kommt zu einem starken Missverhältnis zwischen Nahrungssubstrat und Madenmasse. Es liegt nahe, bei Vorhandensein einer Madenmasse, mathematisch mit dem konstanten Temperaturoptimum einer Spezies zu rechnen, da die einzelne Fliegenlarve innerhalb solcher Aggregate zirkuliert und wahrscheinlich ihre Temperatur durch Verdunstungskälte konstant gehalten wird.

6.4 Substrat

Manche Fliegenlarven weisen, bei gleicher Entwicklungsrate eine ausgesprochen omnivore Ernährung auf, während andere auf eine besondere Nahrungsquelle spezialisiert sind. Sie würden bei einem stark von der Norm abweichenden Substrat eine verzögerte Entwicklung aufweisen. Darüber hinaus scheint es je nach konsumiertem Gewebe möglich zu sein, dass sich ein und dieselbe Art unterschiedlich schnell entwickelt (KANESHRAJAH & TURNER 2004, CLARK et al. 2006, IRELAND & TURNER 2006).

6.5 Medikamente und andere Toxine

Chemikalien in den Geweben einer Leiche, wie sie bei einer Medikamenten- oder Drogenüberdosierung vorkommen, können eine Reihe von unterschiedlichen Effekten auf die Entwicklung von Insekten an Leichen haben. Je nach Substanz kann es durchaus zu einer Beschleunigung oder Verlangsamung der Insektenentwicklung kommen (GOFF et al. 1991, BOUREL et al. 1999, O'BRIEN & TURNER 2004). Es stellt sich darüber hinaus die Frage, inwieweit der Nachweis von toxischen Substanzen in nekrophagen Insekten forensisch verwertbar ist (siehe hierzu CAMPOBASSO et al. 2004 und TRACQUI et al. 2004)

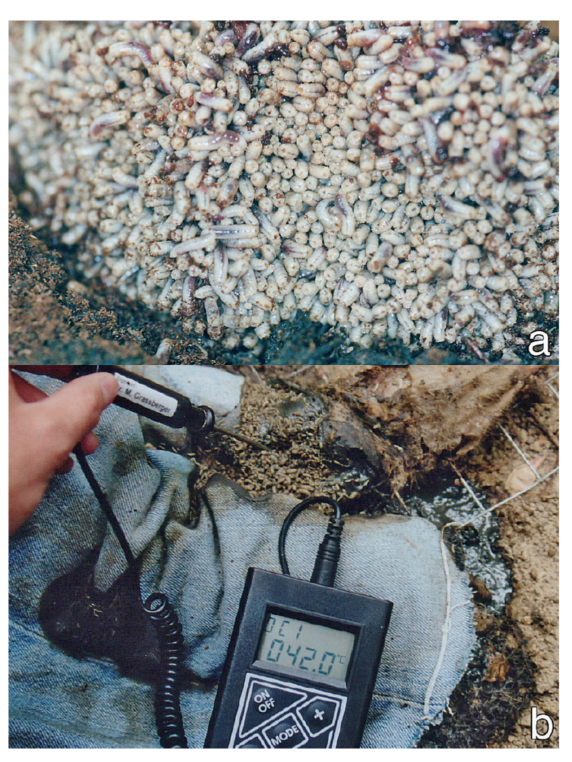


Abb. 24: (**a**) Ansammlung von Fliegenlarven im 2. und 3. Larvalstadium, in der englischen Literatur als sog. „maggot mass" bezeichnet. (**b**) Auch innerhalb kleinerer Ansammlungen von Fliegenlarven können Temperaturen gemessen werden die erheblich über denen der Umgebung liegen (engl.: maggot mass temperature).

6.6 Insektenbefall vor Todeseintritt

Da der Tod in manchen Fällen erst nach einer mehr oder weniger langen Phase der Agonie eintritt, ist eine intravitale Besiedelung bei gewissen Verletzungen oder Pflegevernachlässigungen grundsätzlich möglich. Konsequenter Weise bedeutet dies eventuell eine fehlerhafte Leichenliegezeitbestimmung. Auf der anderen Seite bedingt diese Tatsache jedoch auch die Möglichkeit, Vernachlässigungen von pflegebedürftigen Personen wie Kleinkinder oder alten Menschen zeitlich einzugrenzen. Dabei finden die gleichen Methoden Verwendung wie bei der Leichenliegezeitbestimmung (BENECKE & LESSIG 2001).

6.7 Aufbewahrungsmethode

Verschiedene Tötungsmethoden- und Aufbewahrungsflüssigkeiten können die Länge der Larven unterschiedlich stark beeinflussen (TANTAWI & GREENBERG 1993, ADAMS & HALL 2004). Es sollte daher bei einer Asservierung vom Leichenauffindungsort bzw. im Seziersaal immer standardisiert vorgegangen werden (Abb. 25). Die Richtlinien der European Association for Forensic Entomology sind hier zurzeit als richtungsweisend anzusehen (AMENDT et al. 2007).

6.8 Charakteristika einzelner Arten

Die zweifelsfreie Identifikation der asservierten Tiere ist grundsätzlich der erste Schritt für eine korrekte Analyse des zur forensischen Begutachtung gesammelten Insektenmaterials. Dies ist darin begründet, dass sich die verschiedenen auf der Leiche einfindenden Insektenarten vorwiegend in Wachstum und Entwicklung sowie in ihrer Position (zeitliche Einordnung ihres Auftretens) innerhalb der zeitlich gestaffelten Besiedelungsabfolge unterscheiden. Auch alle anderen Fragestellungen zur Physiologie und Lebensweise eines Insekts können nur dann in die Überlegungen miteinbezogen werden, wenn die Art oder zumindest aber die Gattung der leichenassoziierten Gliedertiere bekannt ist. Die zweifelsfreie Bestimmung dieser Tiere kann durch molekularbiologische Methoden maßgeblich unterstützt werden (SPERLING et al. 1994, ZEHNER et al. 2004, WELLS & WILLIAMS 2007), in besonders gelagerten Fällen ist die Bestimmung mittels DNA-Analyse sogar das Mittel der Wahl. Dennoch muss hier mit besonderer Vorsicht agiert werden, da eine fehlerhafte Analyse oder falsche Interpretationen in die Irre führen können (WELLS et al. 2007).

6.9 Verzögerte Insektenbesiedelung eines Leichnams

Es muss nochmals explizit erwähnt werden: Der im Rahmen einer forensisch-entomologischen Untersuchung ermittelte Zeitraum macht in erster Linie eine Aussage darüber, wann der Leichnam von Insekten besiedelt wurde. Dies muss nicht zwangsläufig identisch mit dem Todeszeitraum sein. Eine entsprechende Verpackung der Leiche oder ein metertiefes Vergraben kann die Zugänglichkeit für Insekten erschweren oder unmöglich machen, niedrige Temperaturen oder starker Regen die Insektenaktivität auf ein Minimum drosseln oder ganz zum Erliegen bringen und so die Besiedelung des Leichnams verzögern bzw. verhindern. Auch das nächtliche Eiablageverhalten von Schmeißfliegen ist in letzter Zeit in den Fokus der Untersuchungen geraten, bleibt aber ein noch unbefriedigend geklärtes Thema und bedarf weiterer Studien (GREENBERG 1990, TESSMER et al. 1995, WOOLDRIDGE 2007, AMENDT et al. 2008). Es darf aber angenommen werden, dass trächtige Fliegenweibchen in zufälliger unmittelbarer Nähe zum Leichnam durchaus in der Lage sind, auch nächtens Eier abzulegen. Ein aktives Anfliegen und Aufsuchen eines frischen Kadavers aus größerer Entfernung während der Nacht scheint jedoch unwahrscheinlich zu sein.

Es ist also durchaus möglich, dass der Tod früher eingetreten ist, als es die entomologisch ermittelte Leichenliegezeit zunächst annehmen lässt. Somit liefert das entomologische Gutachten in der Regel lediglich die bereits oben erwähnte minimale Leichenliegezeit.

7. Zusammenfassung

Das Wachstum und die Entwicklung von Insekten sind von Temperatur und anderen Gegebenheiten abhängig und kann mit Hilfe von Wachstums- und ande-

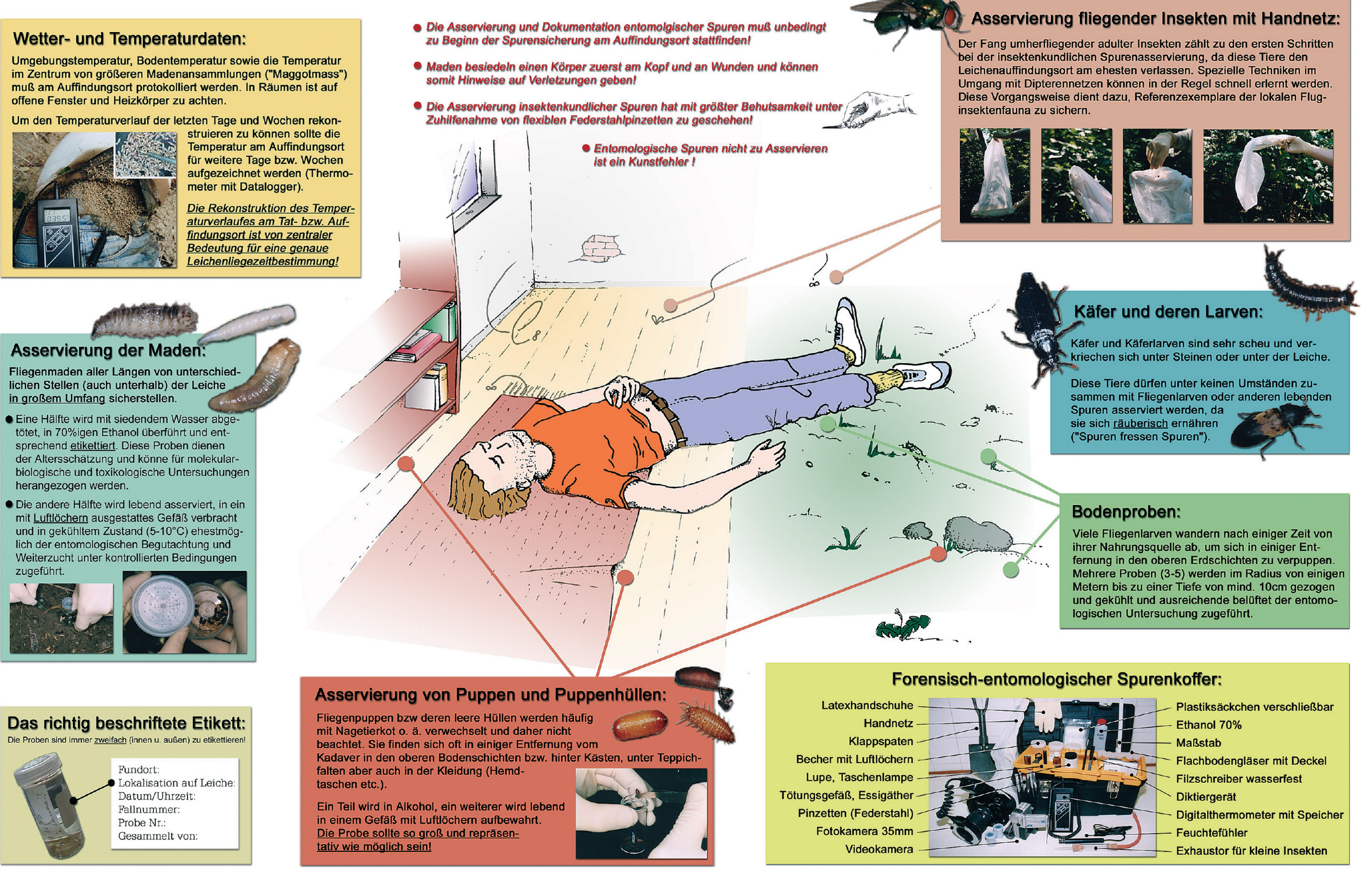


Abb. 25: Die wichtigste Voraussetzung für eine erfolgreiche entomologische Ermittlung ist eine fachgerechte Asservierung (aus: HOCHMEISTER et al. 2007).

ren Entwicklungsdiagrammen dargestellt werden. Auf Grund der Tatsache, dass Schmeißfliegen häufig die ersten Leichenbesiedler darstellen und bereits kurz nach Todeseintritt mit der Eiablage vor Ort beginnen, lässt eine Altersbestimmung der Insekten Rückschlüsse auf den Todeszeitpunkt, zumindest aber auf eine minimale Leichenliegezeit, zu. Wichtig ist bei allen Berechnungen stets die Korrektur der Daten gemäß den ökologischen Rahmenbedingungen.

Aufgrund der hohen Variationsbreite von Sukzessionswellen und Entwicklungsparametern je nach geographischer Lage als auch bezüglich saisonaler Unterschiede und individueller Faktoren lässt die Verwendung von Sukzessions- und Entwicklungsdaten aus anderen Gebieten kaum haltbare Aussagen über das postmortale Intervall zu.

Das Wissen über die Eigenheiten der Biogeographie und der Ökologie nekrophager Insekten ist die Grundlage für eine sachgerechte Anwendung der forensischen Entomologie zur Lösung kriminalistischer und rechtsmedizinischer Fragestellungen. Da jedoch der Zersetzungsprozess und der zeitliche Ablauf von Sukzessionen aufgrund vieler, teils noch unbekannter Faktoren sehr heterogen verlaufen können, sind zukünftige vergleichende Untersuchungen in urbanen, suburbanen sowie ländlichen Habitaten zu verschiedenen Jahreszeiten notwendig. Weiters gilt es die hier geschilderten Prozesse in einer ganzen Reihe anderer, noch nicht untersuchter Habitate unter verschiedenen Bedingungen (z. B. unterschiedlicher Bekleidungszustand, Erdgrab, erhängte oder verbrannte Leiche, teilweise unter Wasser, etc.) zu studieren und die Eigenheiten herauszuarbeiten um forensisch-entomologische Techniken auch in diesen Habitattypen anwenden zu können.

Trotz mancher Unzulänglichkeiten der forensisch-entomologischen Leichenliegezeitbestimmung, bezieht diese Methode ihre Berechtigung vor allem aus der Tatsache, dass sie das einzige (probate) Mittel zur Bestimmung eines postmortalen Intervalls länger als 2 Tage darstellt.

Voraussetzung für die entomologische Eingrenzung der Leichenliegezeit ist allerdings eine sachgerechte Asservierung am Leichenfundort sowie eine sachkundige Aufarbeitung der asservierten Spuren unter Berücksichtigung aller möglichen Einflussfaktoren.

Literatur

Adams Z.J. & M.J. Hall (2003): Methods used for the killing and preservation of blowfly larvae, and their effect on post-mortem larval length. — Forensic Science International **138**: 50-61.

Allen J.C. (1976): A modified sine wave method for calculating day degrees. — Environmental Entomology **5**: 388-396.

Amendt J., Krettek R. & R. Zehner (2004a): Forensic Entomology. — Naturwissenschaften **91**: 51-65.

Amendt J., Krettek R., Zehner R. & H. Bratzke (2004b): Praxis der forensischen Insektenkunde - Die Verwertbarkeit von Insektenfragmenten bei der Eingrenzung der Todeszeit. — Archiv für Kriminologie **214**: 11-18.

Amendt J., Campobasso C.P., Gaudry E., Reiter C., LeBlanc H.N. & M.J.R. Hall (2007): Best practice in forensic entomology – standards and guidelines. — International Journal of Legal Medicine **121**(8): 90-104.

Amendt J., Campobasso C., Goff M.L. & M. Grassberger (eds) (2010): Current Concepts in Forensic Entomology: Novel Arthropods, Environments and Geographical Regions. Springer Netherlands: 1-350.

Amendt J., Zehner R. & F. Reckel (2008): The nocturnal oviposition behaviour of blowflies (Diptera: Calliphoridae) in Central Europe and its forensic implications. — Forensic Science International **175**: 61-64.

Anderson G.S. (2001): Succession on carrion and its relationship to determining time of death. — In: Byrd J.H. & Castner J.L. (eds) Forensic Entomology – the utility of arthropods in legal investigations. CRC Press, Boca Raton London: 143-175.

Anderson G.S. & V.J. Cervenka (2002): Insects associated with the body: Their use and analyses. — In: Haglund W.D. & Sorg M.H. (eds) Advances in forensic taphonomy – method, theory and archaeological perspectives. CRC Press, Boca Raton London: 173-200.

Archer M.S. (2004): The effect of time after body discovery on the accuracy of retrospective weather station ambient temperature corrections in forensic entomology. — Journal of Forensic Sciences **49**: 553-559.

Archer M.S. & M.A. Elgar (2003): Yearly activity patterns in southern Victoria (Australia) of seasonally active carrion insects. — Forensic Science International **132**: 173-176.

Arnold CY. (1960): Maximum-minimum temperatures as a basis for computing heat units. Proceedings of the American Society for Horticultural Science **76**: 682-692.

Ashworth J.R. & R. Wall (1994): Responses of the sheep blowflies *Lucilia sericata* and *L. cuprina* to odour and the development of semiochemical baits. — Medical and Veterinary Entomology **8**: 303-309.

Baskerville G.L. & P. Emin (1969): Rapid estimation of heat accumulation from maximum and minimum temperatures. — Ecology **50**: 514-517.

Benecke M. & M. Leclercq (1999): Ursprünge der modern angewandten rechtsmedizinisch-kriminalistischen Gliedertierkunde bis zur Wende des 20. Jahrhundert. — Rechtsmedizin **9**: 41-45.

Benecke M. & R. Lessig (2001): Child neglect and forensic entomology. — Forensic Science International **120**: 155-159.

Bergeret M. (1856): Infanticide, momification naturelle du cadavre. — Annales d'Hygiène et de Médecine légale Med. Leg. **4**: 442-452.

Bornemissza G.F. (1957): An analysis of arthropod succession in carrion and the effect of its decomposition on the soil fauna. — Australian Journal of Zoology **5**: 1-12.

Bourel B., Hedouin V., Martin-Bouyer L., Becart A., Tournel G., Deveaux M. & D. Gosset (1999): Effects of morphine in decomposing bodies on the development of *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae) . — Journal of Forensic Sciences **44**: 354-358.

Campbell A, Frazer BD, Gilbert N, Gutierrez AP & M. Mackauer (1974): Temperature requirements of some aphids and their parasites. Journal of applied Ecology **11**: 431-438.

Campobasso C.P., Gherardi M., Caligara M., Sironi L. & F. Introna (2004): Drug analysis in blowfly larvae and in human tissues: A comparative study. — International Journal of Legal Medicine **118**: 210-214.

Catts E.P. & M.L. Goff (1992): Forensic entomology in criminal investigations. — Annual Review of Entomology **37**: 253-272.

Clark K., Evans L. & R. Wall (2006): Growth rates of the blowfly *Lucilia sericata* on different body tissues. — Forensic Science International **156**: 145-149.

Clark M.A., Worrell M.B. & J.E. Pless (1997): Postmortem changes in soft tissues. — In: Haglund WD, Sorg MH (eds) Forensic Taphonomy: The postmortem fate of human remains. CRC Press, Boca Raton: 151-170.

Donovan S.E., Hall M.J.R., Turner B.D. & C.B. Moncrieff (2006): Larval growth rates of the blowfly, *Calliphora vicina*, over a range of temperatures. — Medical and Veterinary Entomology **20**: 1-9.

Erzinclioglu Y.Z. (1983): The application of entomology to forensic medicine. — Medicine, science, and the law **23**: 57-63.

Fisher P., Wall R. & J.R. Ashworth (1998): Attraction of the sheep blowfly, *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae) to carrion bait in the field. — Bulletin of entomological research **88**: 611-616.

Geiger R. (1950): Das Klima der Bodennahen Luftschicht. 3. Aufl., — Vieweg & Sohn, Braunschweig.

Goff M.L., Brown W.A., Hewadikaram K.A. & A.I. Omori (1991): Effect of heroin in decomposing tissues on the development rate of *Boettcherisca peregrina* (Diptera Sarcophagidae) and implications of this effect on estimation of postmortem intervals using arthropod development patterns. — Journal of Forensic Sciences **36**: 537-542.

Grassberger M. & C. Frank (2003): Temperature-related development of the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* as forensic indicator. — Medical and Veterinary Entomology **17**: 257-262.

Grassberger M. & C. Frank (2004): Initial study of arthropod succession on pig carrion in a central European urban habitat. — Journal of Medical Entomology **41**: 511-523.

Grassberger M. & C. Reiter (2001): Effect of temperature on *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae) development with special reference to the isomegalen- and isomorphen-diagram. — Forensic Science International **120**: 32-36.

Grassberger M. & C. Reiter (2002): Effect of temperature on development of *Liopygia* (= *Sarcophaga*) *argyrostoma* (Robineau-Desvoidy) (Diptera: Sarcophagidae) and its forensic implications. — Journal of Forensic Sciences **47**: 1332-1336.

Grassberger M. & H. Schmid (2009): Todesermittlung – Befundaufnahme und Spurensicherung. Ein praktischer Leitfaden für Polizei, Juristen und Ärzte. — Springer, Wien, New York.

Greenberg B. (1990): Nocturnal oviposition behavior of blow flies (Diptera: Calliphoridae). — Journal of Medical Entomology **27**: 807-810.

Greenberg B. (1991): Flies as Forensic Indicators. — Journal of Medical Entomology **28**: 565-577.

Greenberg B. & J.C. Kunich (2002): Entomology and the law – Flies as forensic indicators. — Cambridge University Press, Cambridge.

Hanski I. (1987): Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. — Ecological Entomology **12**: 257-266.

Henßge C. (2002): Todeszeitbestimmung an Leichen. — Rechtsmedizin **12**: 112-132.

Higley L.G. & N.H. Haskell (2001): Insect development and forensic entomology. — In: Byrd J.H. & Castner J.L. (eds), Forensic Entomology – the utility of arthropods in legal investigations. CRC Press, Boca Raton London: 287-302.

Hochmeister M., Grassberger M. & T. Stimpfl (2007): Forensische Medizin für Studium und Praxis. — Wien, Maudrich Verlag, 2. Aufl.

Hwang C. & B.D. Turner (2005): Spatial and temporal variability of necrophagous Diptera from urban to rural areas. — Medical and Veterinary Entomology **19**: 379-391.

Ireland S. & B. Turner (2006): The effects of larval crowding and food type on the size and development of the blowfly, *Calliphora vomitoria*. — Forensic Science International **159**: 175-181.

Johnston W. & G. Villeneuve (1897): On the medico-legal application of entomology. — Montreal Medical Journal **26**: 6-90.

Kaneshrajah G. & B. Turner (2004): *Calliphora vicina* larvae grow at different rates on different body tissues. — International Journal of Legal Medicine **118**: 242-244.

Lamb R.J. (1992): Developmental rate of *Acyrthosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) at low temperatures: implications for estimating rate parameters for insects. Environmental Entomology **21**: 10-19.

LaMotte L.R. & J.D. Wells (2000): p-Values for postmortem intervals from arthropod succession data. — Journal of Agricultural, Biological & Environmental Statistics **5**: 58-68.

Leclerq M. & J. Tinant-Dubois (1973): Entomologie et médicine legale. Observations inedites. Bullentin de médicine légale, toxicologie, urgence médicale, centre anti-poisons **16**: 251.

Lefebvre F. & T. Pasquerault (2004): Temperature-dependent development of *Ophyra aenescens* (Wiedemann, 1830) and *Ophyra capensis* (Wiedemann, 1818) (Diptera, Muscidae). — Forensic Science International **139**: 75-79.

Marchenko M.J. (2001): Medicolegal relevance of cadaver entomofauna for the determination of time since death. — Forensic Science International **120**: 89-109.

Mégnin J.P. (1894): La faune des cadavers: application de l'entomologie à la médicine légale. — Paris, Encyclopédie scientifique des Aide-mémoires, Masson et Gauthier-Villars: 1-214.

Motter M.G. (1898): A contribution to the study of the fauna of the grave. A study of one hundred and fifty disinterments,

with some additional experimental observations. — Journal of the New York Entomological Society. **6**: 201-233.

O'BRIEN C. & B. TURNER (2004): Impact of paracetamol on *Calliphora vicina* larval development. — International Journal of Legal Medicine **118**: 188-189.

REINHARD H. (1882): Beiträge zur Gräberfauna. — Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien **31**: 207-210.

RICHARDSON M.S. & M.L. GOFF (2001): Effects of temperature and intraspecific interaction on the development of *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae). — Journal of Medical Entomology **38**: 347-351.

SCHOENLY K. (1992): A statistical analysis of successional patterns in carrion-arthropod assemblages: implications for forensic entomology and the determination of the postmortem interval. — Journal of Forensic Sciences **37**: 1489-1513.

SHARPE P.J. & D.W. DEMICHELE (1977): Reaction kinetics of poikilotherm development. — Journal of Theoretical Biology. **64**: 649-670.

SMITH K.G.V. (1986): A Manual of Forensic Entomology. — London, Ithaca, British Museum of Natural History, Cornell Univ. Press. 1-205.

SPERLING F.A.H., ANDERSON G.S. & D.A. HICKEY (1994): A DNA-bases approach to the identification of insect species used for postmortem interval estimation. — Journal of Forensic Science **39**: 418-427.

STAMMLER W. (1922): Die Totentänze des Mittelalters. — Stobbe, München.

STINNER R.E., GUTIERREZ A.P. & G.D. BUTLER Jr. (1974): An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. The Canadian Entomologist **105**: 145-156.

TABOR K.L., BREWSTER C.C. & R.D. FELL (2004): Analysis of the successional patterns of insects on carrion in southwest Virginia. — Journal of Medical Entomology **41**: 785-795.

TANTAWI T.I. & B. GREENBERG (1993): The effect of killing and preservative solutions on estimates of maggot age in forensic cases. — Journal of Forensic Sciences **38**: 702-707.

TESSMER J.W., MEEK C.L. & V.L. WRIGHT (1995): Circadian patterns of oviposition by necrophilous flies (Diptera: Calliphoridae) in southern Lousiana. —Southwestern Entomologist **20**: 665-669.

TRACQUI A., KEYSER-TRACQUI C., KINTZ P. & B. LUDES (2004): Entomotoxicology for the forensic toxicologist: Much ado about nothing? — International Journal of Legal Medicine **118**: 194-196.

TURNER B. & T. HOWARD (1992): Metabolic heat generation in dipteran larval aggregations: a consideration for forensic entomology. — Medical and Veterinary Entomology **6**: 179-181.

WAGNER T.L., HSIN-I W., SHARPE P.J.H., SCHOOLFIELD R.M., & R.M. COULSON (1984): Modeling insect development rates: A literature review and application of a biophysical model. — Annals of the Entomological Society of America **77**: 208-255.

WATSON E.J. & C.E. CARLTON (2003): Spring succession of necrophilous insects on wildlife carcasses in Louisiana. — Journal of Medical Entomology **40**: 338-347.

WATSON E.J. & C.E. CARLTON (2005): Insect succession and decomposition of wildlife carcasses during fall and winter in Louisiana. — Journal of Medical Entomology **42**: 193-203.

WELLS J.D. & D.W. WILLIAMS (2007): Validation of a DNA-based method for identifying Chrysomyinae (Diptera: Calliphoridae) used in a death investigation. — International Journal of Legal Medicine **121**: 1-8.

WELLS J.D., WALL R. & J.R. STEVENS (2007): Phylogenetic analysis of forensically important *Lucilia* flies based on cytochrome oxidase I sequence: a cautionary tale for forensic species determination. International Journal of Legal Medicine **121**: 229-233.

WOOLDRIDGE J., SCRASE L. & R. WALL (2007): Flight activity of the blowflies, *Calliphora vomitoria* and *Lucilia sericata*, in the dark. — Forensic Science International **172**: 94-97.

ZEHNER R., AMENDT J., SCHÜTT S., SAUER J., KRETTEK R. & D. POVOLNÝ (2004): Genetic identification of forensically important flesh flies (Diptera: Sarcophagidae). — International Journal of Legal Medicine **118**: 245-247.

Anschriften der Verfasser:

Priv.-Doz. Dr. med. Dr. rer. nat. Martin GRASSBERGER
Institut für Pathologie und Mikrobiologie
Krankenanstalt Rudolfstiftung
Juchgasse 25
A-1030 Wien
E-Mail: martin.grassberger@wienkav.at

Dr. phil. nat. Jens AMENDT
Zentrum der Rechtsmedizin
Forensische Biologie/Entomologie
Kennedyallee 104
D-60596 Frankfurt am Main
E-Mail: amendt@em.uni-frankfurt.de